Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 315—325	Bonn, Juni 1996

Umwegversuche mit tauchenden Wasserspitzmäusen (*Neomys fodiens*) (Mammalia: Soricidae)

Dieter Köhler

Abstract. 8 adult *Neomys fodiens* were studied for their capability to learn different ways to an underwater food source. After diving without error through the labyrinth to the feeding place in all of a shrew's daily experiments another situation was presented. Eleven detour situations were tested. During these experiments the number of errors, where they ocurred, and swimming durations were registered. Depending on the test situation the animals reduced the proportion of errors after the first 5 trials from 15.9 to 49.6 %. The shrews showed a wide individual variation, e. g. 93 errors (Nf 33) and 318.5 errors (Nf 34) after the first training day. The animals made most of the errors on their way to the food source. The shrews showed the capability to transfer the learnt path to inverse mazes resulting in lower error rates in these mazes and when diving back from the food source. Swimming speed and the number of errors decreased in the course of the experiments. This was interpreted as trial-and-error-learning in *Neomys.*

Key words. Mammalia, Soricidae, Water shrew, behaviour, learning, detour experiments.

Einleitung

Die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) ist unser kleinstes einheimisches semiaquatisches Säugetier und erbeutet einen Teil seiner Nahrung unter Wasser. In England ermittelte Churchfield (1984) in einer nahrungsökologischen Untersuchung einen Anteil aquatischer Beutetiere von 33—67 % bei Wasserspitzmäusen, die Wasserkressebeete bewohnten. Einen höheren Anteil von bis zu 80 % bestimmten Dupasquier & Cantoni (1992) in der Schweiz. Aus Freilandbeobachtungen ist bekannt, daß die Wasserspitzmäuse in ca. 70 % der Tauchgänge erfolgreich Beute an Land (Schloeth 1980) bringen. Wegen ihres hohen Grundumsatzes (Genoud 1988) und des kraftaufwendigen Tauchvorganges (Köhler 1991) ist eine effektive Nahrungssuche für die Wasserspitzmaus ein zwingendes Erfordernis. So erlernten die Tiere in kurzer Zeit, unter Wasser befindliche Futterquellen zu lokalisieren (Köhler 1993). Die Tiere müssen in der Lage sein, auf lokale Veränderungen in ihrem Habitat, im besonderen unter Wasser, adäquat zu reagieren. In der vorliegenden Untersuchung sollte durch Umwegexperimente an tauchenden Wasserspitzmäusen geprüft werden, ob sie es vermögen, bestimmte Schwimmwege zu erlernen, und wie rasch sie sich auf neue Bedingungen einstellen können. Die Veränderungen, die an den Labyrinthen vorgenommen wurden, besaßen einen unterschiedlichen Schweregrad.

Material und Methode

Für die Untersuchung verwendete ich acht adulte Wasserspitzmäuse. Die Spitzmäuse konnten über einen Holzsteg vom Aufenthaltsterrarium das Versuchsbecken (Breite 30 cm, Länge 68 cm, Höhe 30 cm) erreichen, dessen Wände mit weißem Papier als Sichtschutz beklebt waren. Während der gesamten Dauer der Untersuchung bewohnte das Versuchstier die Anlage und

war somit mit seiner Umgebung vertraut. Der Bodengrund im Aquarium war mit Kies ausgelegt, und der Wasserstand betrug 12 cm. Im Becken waren vier in ihrer Position veränderbare, 19 cm breite Barrieren aus Plastik aufgestellt (Abb. 1). Diese mußte das Tier umschwimmen, um zu dem Futterort (Fo) zu gelangen, wo es ein Stück Mehlwurm vorfand. Untereinander hatten die Barrieren (b) einen Abstand von 8.0 cm und wurden nach Beendigung der Versuche täglich aus dem Aquarium entfernt. Die Distanz zwischen Startpunkt (Sp) und der ersten Barriere b 1 betrug ca. 18 cm. Eine Glühlampe leuchtete das Labyrinth gleichmäßig aus.

Die Aufgabe wurde erst dann als erfolgreich erlernt gewertet, wenn das Tier fehlerlos vom Sp durch das Labyrinth zum Fo schwamm. War dieses Kriterium erreicht, wurde die Spitzmaus am nächsten Tag mit einer neuen Versuchssituation, d. h. mit einer anderen Kombination der Barrieren konfrontiert. Das hohe Kriterium des fehlerfreien Durchquerens des Labyrinths wurde gewählt, um das Lernergebnis stärker zu festigen, als es bei einem 80 %-Kriterium der Fall wäre. Die Positionen der Barrieren in den Versuchssituationen A bis H sind aus Abb. 1 ersichtlich. Alle Tiere wurden in der gleichen Abfolge der Versuchsituation getestet, wie sie in Abb. 1 dargestellt ist.

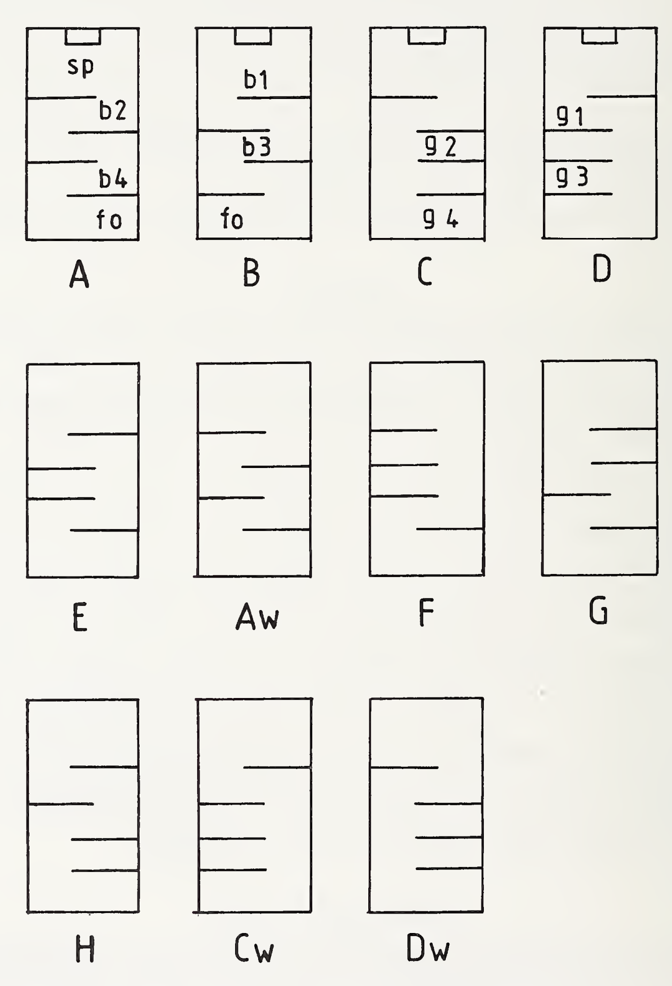


Abb. 1: Versuchssituationen (A—H) in der getesteten Reihenfolge. b 1—4: Numerierung der Barrieren; g 1—4: Numerierung der Sackgassen; fo: Futterort; sp: Startplatz.

Die Wasserspitzmäuse waren vorher auf einen akustischen Reiz von 12 kHz konditioniert worden, um somit die Tiere gezielt zum Tauchen zu veranlassen. Unkontrolliertes Durchqueren des Labyrinths wurde, wenn notwendig, manuell unterbunden. Täglich wurden in der Zeit zwischen 20.00 und 24.00 Uhr maximal 20 Versuche mit demselben Labyrinth durchgeführt. Waren die Tiere eher gesättigt, konnte nicht immer diese Anzahl von Versuchen pro Tag erreicht werden.

Als ein Fehler wurde gewertet, wenn das Tier vollständig in eine Sackgasse hineinschwamm oder gegen eine Barriere stieß. Schwamm es nur teilweise hinein, galt das als halber Fehler. Die Zeit vom Eintauchen am Startplatz bis zum Erreichen des Futterortes und zurück wurde mit der Stoppuhr ermittelt. Mit einer weiteren elektronischen Stoppuhr wurden die Zeiten erfaßt, die die Tiere für den Hinweg (Sp bis Fo) und den Rückweg (Fo bis Sp) benötigten. Protokolliert wurden Art der Fortbewegung, Anzahl der Orientierungsversuche zu Beginn jeder neuen Versuchsserie, Ort und Art des Fehlers sowie die Tauch- bzw. Schwimmzeiten. Als Orientierungsversuche galten Versuche, die vor dem Erreichen des Fo vom Tier abgebrochen wurden. Für die statistische Prüfung wurden der Wilcoxon-Test und Chi^2-Test (Weber 1980) verwendet.

Ergebnisse

Allgemeines Verhalten

Zu Beginn der neuen Versuchssituation tauchten einige Wasserspitzmäuse nach der Kollision mit einer Barriere auf und kehrten zum Startplatz zurück. Diese Art Schreckreaktion kann allgemein beobachtet werden, wenn auffällige Veränderungen im vertrauten Wasserbecken wahrgenommen werden. Im Verlauf der Versuchsserie trat dieses Verhalten immer seltener auf. Andere erkundeten an der Oberfläche schwimmend die Möglichkeiten zum Fo zu gelangen. Einige schwammen/tauchten teilweise in das Labyrinth hinein, kehrten aber vorzeitig um. Selten bewegten sie sich weiter als bis zur Barriere b 2. Alle diese Reaktionen wurden als Orientierungsversuche gewertet, da die Tiere mit Beginn der neuen Versuchsserie erstmals mit dieser konfrontiert wurden. Die Anzahl der Orientierungsversuche war mit $\bar{x} = 7.6 \pm 4.2$ in der Anfangssituation A am höchsten. Bereits in der Situation B traten nur noch $\bar{x} = 1.8 \pm 2.3$ Orientierungsversuche auf. In 68 der 88 Tests war die Anzahl der Orientierungsversuche $\leqq 2$. Die Strecke vom Sp zum Futterort legten die Tiere tauchend zurück. Der Rückweg wurde von 2 Expl. schwimmend und 6 tauchend überwunden. Nach dem Entfernen der Hindernisse war nur auf dem Hinweg anfänglich eine Nachwirkung der erlernten Schwimmbahn festzustellen. Auf dem Rückweg schlugen sie sofort den direkten Weg ein. Das Lernkriterium des 100%ig-fehlerfreien-Durchquerens der Labyrinthe in Richtung Fo erreichten die Tiere zwischen $\bar{x} = 40.6$ (Dw) und $\bar{x} = 76.7$ (A) Versuchen.

Erlernen fehlerfreier Passagen

Situation A und B

Vom Sp aus in Richtung Fo gesehen, befindet sich rechts des Beckens b 1, danach links b 2, dann folgen alternierend b 3 und b 4. Der Fo steht hinter b 4 links hinten am Aquarienrand. Die Situation B ist die spiegelbildliche Wiederholung von A (Abb. 1). Vergleicht man die Anzahl der Kollisionen an den beiden Barrieren b 1 und b 2 zwischen der Versuchssituation A und B, so fällt auf, daß sie mit 105 und 99 nahezu gleich sind. In der Situation B stieg der Fehleranteil an b 1 auf 10.0 Fehler pro Tier gegenüber 6.5 in Situation A. Er fiel jedoch deutlich an b 2 auf 1.6 Fehler/Tier gegenüber 5.3 Fehler/Tier in der Situation A. Auf dem Rückweg war kein Unterschied zwischen beiden Situationen zu registrieren. Die Fehler pro Tier lagen bei 1.7 bzw. 2.7 an b 1 (Abb. 2). Die Lernkurven beider Situationen sind in Abb. 3 wiedergegeben.

Situation C

Die Barriere b 1 befindet sich links, und alle übrigen Barrieren sind auf der rechten Seite lokalisiert, dadurch werden g 2 und g 3 zu Sackgassen. Die Stellung der Barrieren b 1 und b 2 veränderte sich gegenüber B nicht, folglich traten hier nur wenige Fehler auf. Dafür tauchten die Wasserspitzmäuse verstärkt in die Sackgassen g 2 (3.5 Fehler/Tier) und g 3 (2.8 Fehler/Tier) ein. Überraschenderweise ließen sich auf dem Rückweg höhere Fehlerquoten mit 7.5 (g 2) und 3.7 (g 3) ermitteln (Abb. 2).

Situation D

Bei der zu C spiegelbildlichen Versuchssituation D wurden durch die Barriere b 1, die sich in der ehemaligen Schwimmbahn befand, die meisten Fehler (8.0/Tier Hinweg, 4.7 Rückweg) verursacht. In die Sackgasse g 2 schwammen die Tiere wiederum häufiger auf dem Rückweg hinein. Für g 3 unterschieden sich beide Werte kaum. Die Fehlerquoten sind folgende: g 2 — Hinweg 0.5, Rückweg 6.3; g 3 — Hinweg 2.8, Rückweg 2.5. Ein signifikanter Unterschied zwischen D und der vorherigen Situation C besteht nicht.

Situation E

Links befand sich b 1, die folgenden Barrieren b 2 und 3 waren auf der rechten und b 4 wiederum auf der linken Seite angebracht. Die Barrieren b 1 und b 2 stellten wie in D die höchste Fehlerquote pro Tier von 8.0 und 5.7 auf dem Hinweg, obwohl sich nur die Position von b 4 geändert hatte, dadurch mußten sich die Tiere wieder auf einer gewundenen Schwimmbahn bewegen.

Situation Aw

Die folgende Situation Aw ist eine Wiederholung der Anfangssituation A. Die hauptsächlichen Fehlerquellen wurden ebenso von der vorausgegangenen Situation bestimmt. Fehler traten vorrangig an b 1 (6.7 bzw. 3.0 Fehler/Tier) und b 2 (2.8 bzw. 3.8 Fehler/Tier) auf dem Hin- bzw. Rückweg auf. Insgesamt verringerte sich jedoch die Fehlerzahl gegenüber der Situation A um 6.1 Fehler pro Tier.

Situation F

In der Versuchssituation F befanden sich die ersten 3 Barrieren auf der rechten Seite und links nur b 4. Dadurch war die Kombination von b 3 und b 4 sowie die Position von b 1 wie in Situation Aw. Deshalb traten an den Barrieren kaum Fehler auf, nur wenige wurden auf dem Hinweg zum Fo durch Hineinschwimmen in die Sackgassen g 2 (2.7 Fehler/Tier) und g 3 (1.8 Fehler/Tier) verursacht.

Situationen Cw und Dw

Bei den Wiederholungen von C und D fällt auf, daß die Sackgassen nur geringen Anteil an den Fehlern hatten (max. 1.7 Fehler/Tier, g 3, Rückweg). Hauptfehlerquelle war wiederum b 1 (max. 4.2 Fehler/Tier, Hinweg, Dw). Mit Ausnahme von b 3 wurden die übrigen Hindernisse häufiger auf dem Hinweg frequentiert. Ein signifikanter Unterschied der Fehlerzahl zwischen beiden Situationen bestand nicht, jedoch waren die Verringerungen zwischen C—Cw bzw. D—Dw signifikant ($p = 0.01$).

Situation G

Die Barrieren b 1, b 2 und b 4 waren auf der linken Seite und b 3 auf der rechten Seite angebracht, d. h. b 1 befand sich im zuvor erlernten Schwimmweg, und die Kombination b 3 und b 4 entsprach der Situation F. Die meisten Fehler wurden von den Wasserspitzmäusen während des Hinweges durch Hineinschwimmen in die Sackgasse g 1 (4.7 Fehler/Tier) gemacht. Auf dem Rückweg verursachten Kollisionen an b 3 (3.7 Fehler/Tier) und b 2 (4.5 Fehler/Tier) die meisten Fehler (Abb. 2). Obwohl die Kombination von b 4 und b 3 nicht geändert wurde, traten an b 3 relativ viele Kollisionen auf. Die Barriere b 2 befand sich in der ehemaligen Schwimmbahn und verursachte dadurch die hohe Fehlerquote auf dem Rückweg.

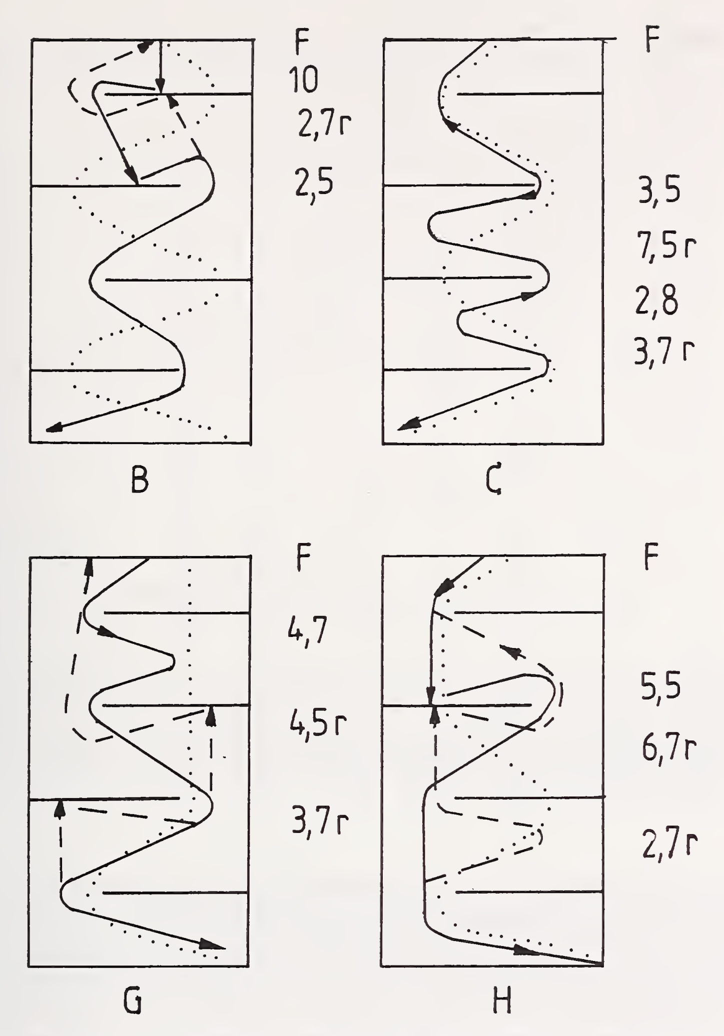


Abb. 2: Schema des Schwimmweges in ausgewählten Versuchssituationen mit Angabe der Fehlerquoten (F) an dem jeweiligen Hindernis (nur F >2 abgebildet). Ausgezogene Linie: Hinweg; Gestrichelte Linie: Abweichungen des Rückweges von der Schwimmbahn des Hinweges; Punktierte Linie: vorherige Schwimmbahn; r: Fehlerquote auf dem Rückweg an dem Hindernis.

Situation H

Die Versuchssituation H ist in der Kombination der Hindernisse mit der von G vergleichbar. Die Barriere in der Schwimmbahn (b 2) war nur um 8 cm vorverlegt, und trotzdem traten relativ viele Fehler (5.5 Hinweg, 6.7 Rückweg) an dieser Barriere auf. Auf dem Rückweg wurden durch die Sackgtasse g 3, entsprechend dem vorherigen Schwimmweg Fehlorientierungen provoziert (Abb. 2).

Die mittlere Fehlerquote der Versuchsklassen (Klassenbreite: 5 Versuche) verringerte sich bereits in der 2. Versuchsklasse (—10. Versuch) markant auf 15.9 % (F) bis

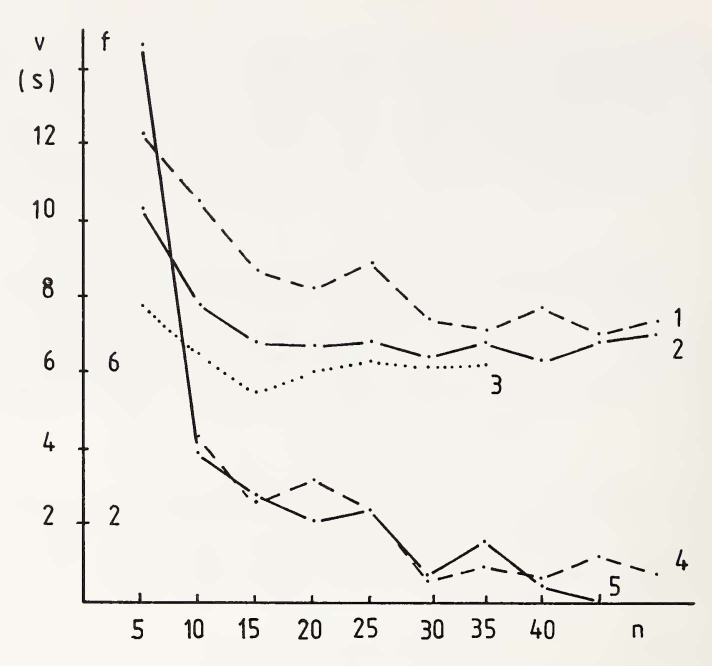


Abb. 3: Verringerung des mittleren Fehlers in den Situationen A und B sowie der mittleren Schwimmzeiten in den Situationen A, Aw und B. Fehlerkurve von Aw nicht dargestellt, da ihr Verlauf ähnlich A und B ist. Klassenbreite: 5 Versuche. 1: Schwimmzeit in B; 2: Schwimmzeit in A; 3: Schwimmzeit in Aw; 4: Veränderung des mittleren Fehlers in B, sofern von A abweichend; 5: Veränderung des mittleren Fehlers in A; n: Versuchsklasse; v: Zeit (s); f: Fehler.

49.6 % (E) der Ausgangssituation. Die charakteristische Lernkurve für A und B ist in Abb. 3 wiedergegeben. Die Klassenmittel der ersten neun Klassen aller Situationen werden in Tab. 2 angeführt. Der Lernverlauf glich in diesen Situationen dem von A und B. Nur waren die mittleren Fehler bereits in der 1. Versuchsklasse geringer; zwischen $\overline{x} = 6.3$ (F) und $\overline{x} = 13.1$ (D). Insgesamt wurden an den ersten beiden Versuchstagen 95.8 % der Fehler registriert (s. Tab. 1). Die absolute Fehlermenge der Individuen schwankte am 1. Versuchstag zwischen 93 (Nf 33) und 318.5 (Nf 34). Am 2. Tag lag die Anzahl der Fehler zwischen den Extremwerten 18 (Nf 28) und 90.5 (Nf 34). Die signifikant höhere Fehlerzahl wurde auf dem Weg zum Fo registriert ($p = 0.001$, Chi^2-Test). Die Relation der Fehler zwischen Hin- und Rückweg beträgt 1.5 bis 2.1. Bei Nf 30 und Nf 31 waren diese Unterschiede mit 1.1 bzw. 1.2 weniger deutlich ausgeprägt. Die Versuchstiere, die an der Oberfläche zurückschwammen (Nf 34, Nf 42), unterschieden sich nicht in der Fehlerzahl von den übrigen Tieren und werden daher mit berücksichtigt. Betrachtet man die Versuchssituationen nach der Fehlermenge auf Hin- und Rückweg, so ergibt sich, daß 8 der 11 Situationen auf dem Hinweg mit der höheren Fehlerzahl durchschwommen wurden. Signifikant sind die Differenzen bei den Versuchssituationen A, B, E und F ($p = 0.05$). Die Ausnahmen stellten die Situationen Aw, C und H dar, dort war die Fehlerzahl auf dem Rückweg größer. Die Unterschiede bei Aw und H waren geringfügig. In der Versuchssitua-

Tabelle 1: Absolute Fehlerhäufigkeit der ersten 2 Versuchstage auf dem Weg zum Futterort (h) und zurück (r) in den getesteten Versuchssituationen (VS).

VS		Tiere								
		Nf 28	Nf 30	Nf 31	Nf 32	Nf 33	Nf 34	Nf 42	Nf 44	Summe
A	h	15	13.5	22	11	9	38	26	27	161.5
	r	5	9	1	4	3	30	14	7	73
B	h	5.5	14	28	10.5	12	21	—	16.5	107.5
	r	5.5	14.5	9	8.5	4	10	—	3.5	55
Aw	h	6	19	1.5	12	9.5	22	—	5	75
	r	8.5	18	13	13	2	5	—	15.5	75
C	h	8	10	5	9.5	3.5	15	0.5	7	58.5
	r	5	10.5	6.5	9	7.5	13.5	0.5	22.5	75
Cw	h	0.5	1.5	6	3.5	2.5	30	9.5	6.5	60
	r	0.5	3.5	5.5	0	0	5	14	5.5	34
D	h	16.5	6.5	32	3.5	3	24	22	20	127.5
	r	7	8.5	34	4.5	1.5	14.5	17	16.5	103.5
Dw	h	1.5	9	3.5	3.5	1.5	4	22	9	54
	r	1	7.5	5.5	0.5	2	4.5	16.5	9	46.5
E	h	12	8.5	28	5.5	4.5	46	20	11	135.5
	r	8.5	7	14	2.5	1.5	27.5	5	11.5	77.5
F	h	8.5	5.5	8.5	6.5	5.5	23.5	8.5	5.5	72
	r	1	0.5	1.5	5	2.5	0.5	2.5	0	13.5
G	h	10.5	2	12	6	9.5	12.5	18	14.5	85
	r	3.5	0	22	1	0.5	5	5	9	46
H	h	9	9	19.5	4	9	10	8	1	69.5
	r	6.5	10	24	2	9	5	12	9.5	78
Summe	h	93	98.5	166	75.5	69.5	246	134.5	123	
	r	52	89.0	136	50.0	33.5	120.5	86.5	116.5	

tion Aw wurde dies durch einen hohen Fehleranteil der Tiere Nf 30 und Nf 34 bewirkt. Der Anteil der einzelnen Barrieren und Sackgassen an den insgesamt registrierten Fehlern ($n = 1695.5$) war deutlich verschieden. Die Barrieren b 1 (33.8 %) und b 2 (20.4 %) und die Sackgasse g 2 (11.5 %) stellten die häufigsten Fehlerquellen dar.

Tauch- und Schwimmzeiten

Die Tiere hatten im Durchschnitt nach 15—20 Versuchen die Schwimmgeschwindigkeit erreicht, die in den folgenden Versuchen nur geringfügig variierte (Tab. 2, Abb. 3). Aufgrund der Barrierenstellung sind die Schwimmstrecken der Situationen unterschiedlich lang, und daher können nur A, B, Aw und C—Cw sowie D—Dw untereinander verglichen werden. Die Situationen Aw, Cw und Dw durchschwammen die Tiere schneller als die Bezugssituationen. Signifikant war der Unterschied nur zwischen A—Aw ($p = 0.01$). Interessanterweise wurde die Situation B signifikant ($p = 0.01$) langsamer durchschwommen als die vorhergehende Situation A. Die Situation Aw wiederum wurde schneller als die Ausgangssituation A durchquert (Abb. 3). Insgesamt war erkennbar, daß im Gegensatz zu A und B die anderen Situationen bereits im Mittel der ersten 5 Versuche mit $\bar{x} = 6.2 \pm 0.7$ s (F) bis 8.9 ± 3.1 s (E) deutlich schneller durchschwommen wurden.

Die Wasserspitzmäuse Nf 34 und Nf 42 legten den Rückweg schwimmend zurück und benötigten dafür mehr Zeit als auf dem Hinweg. So lag für Nf 34 das Versuchsmittel der Situation A z. B. für den Hinweg $\bar{x}$ = 2.8 ±0.9 s und für den Rückweg $\bar{x}$ = 3.8 ±0.6 s. Der tauchende Nf 44 brauchte für diese Strecken $\bar{x}$ = 3.3 ±0.9 s bzw. 2.9 ±0.3 s. Im Verlauf der Versuchsserien legten die zurücktauchenden Tiere die Strecken in der gleichen Zeit zurück oder waren auf dem Rückweg noch schneller. Eine durchschnittliche Fehlerzahl von <4 Kollisionen wirkte sich nicht auf die Schwimmzeiten aus, es sei denn, es wurde vollständig eine Sackgasse angenommen.

Diskussion

Die Wasserspitzmäuse erlernten die Aufgaben, je Situation in dem Bereich von $\bar{x}$ = 40.6 /Dw) bis maximal $\bar{x}$ = 76.7 Versuchen (A), fehlerfrei zu durchschwimmen. Die benötigte Dauer für die Durchquerung der Labyrinthe reduzierte sich im Verlauf der ersten 15 bis 20 Versuche erheblich. Bei den Wiederholungssituationen Aw, Cw, und Dw verringerte sich die Zeit für die Passage durch die Labyrinthe gegenüber den von A, C und D. Diese Differenz erreichte nur für die Paarung A—Aw die Signifikanzschwelle.

Alle Wasserspitzmäuse legten die Strecke vom Startplatz (Sp) zum Futterort tauchend zurück, nur auf dem Rückweg schwammen 2 Expl. an der Oberfläche. Erwartungsgemäß benötigten letztere für diese Strecke mehr Zeit als für den Hinweg (vgl.

Tabelle 2: Mittlere Schwimmzeiten (t) und Fehlerhäufigkeit (f) in Klassen (Klassenbreite: 5 Versuche) für die 11 Versuchsituationen (VS).

		Versuchsklasse								
VS		—5	—10	—15	—20	—25	—30	—35	—40	—45
A	t	10.3±1.5	7.8±1.9	6.8±1.7	6.7±1.2	6.8±1.2	6.4±0.9	6.8±0.7	6.3±0.4	6.8±0.4
	f	14.5±5.9	3.9±2.8	2.8±1.1	2.1±1.7	2.4±2.7	0.7±1.1	1.6±1.1	0.4±0.9	0.0
B	t	12.3±3.8	10.5±4.8	8.7±1.9	8.2±2.0	8.9±2.5	7.4±1.3	7.1±1.5	7.7±2.3	7.0±1.0
	f	14.6±7.0	4.3±4.0	2.6±1.2	3.2±3.5	2.4±2.5	0.6±1.0	0.9±1.0	0.6±0.8	1.2±1.5
Aw	t	7.8±1.9	6.5±0.4	5.5±2.8	6.0±0.8	6.3±0.6	6.1±0.8	6.3±0.7	6.2±0.5	—
	f	11.7±3.7	4.5±4.2	2.2±2.1	0.8±0.8	1.5±1.2	0.3±0.7	0.4±0.5	0.0	—
C	t	6.6±1.8	5.5±1.5	5.2±0.6	4.9±0.7	5.0±0.6	4.7±0.4	4.8±0.5	4.6±0.7	5.1±0.3
	f	10.8±3.8	3.5±3.2	3.1±4.8	1.4±1.6	0.5±0.5	1.1±0.7	1.9±1.0	0.4±0.5	0.0
Cw	t	6.4±1.3	5.3±1.0	4.9±0.5	5.0±0.6	5.1±0.8	4.9±0.4	5.0±0.3	4.6±0.4	5.0±0.2
	f	7.3±4.3	3.4±3.0	1.2±1.6	0.9±1.6	0.9±1.2	1.6±2.0	1.1±1.2	0.2±0.4	0.0
D	t	8.5±2.4	5.8±1.2	5.1±0.5	5.2±0.5	5.1±0.6	4.9±0.9	4.6±0.5	4.8±0.4	5.0±0.8
	f	13.1±6.6	7.5±9.0	5.1±6.9	1.3±1.5	1.4±2.1	1.3±1.2	1.3±0.6	0.6±0.6	0.5±0.6
Dw	t	6.4±1.1	5.6±0.9	5.3±0.6	4.9±0.5	5.4±1.1	4.9±0.7	4.8±0.5	4.7±0.4	5.1±0.7
	f	8.1±4.9	3.0±3.1	2.4±3.2	0.6±0.9	1.3±2.3	1.6±2.8	0.3±0.5	1.6±0.8	0.3±0.3
E	t	8.9±3.1	6.1±1.2	6.7±2.1	5.7±0.7	5.6±0.5	5.2±0.5	5.7±0.7	5.5±0.5	—
	f	11.8±6.3	5.9±9.2	4.3±5.4	2.1±3.3	1.3±2.0	0.4±0.7	0.5±0.7	0.6±0.9	—
F	t	6.2±0.4	5.0±0.5	5.0±0.5	3.9±0.4	4.8±0.7	4.6±0.5	4.7±0.6	4.6±0.5	—
	f	6.3±3.2	1.0±2.5	0.4±1.0	0.4±0.6	0.7±1.1	0.8±0.6	0.1±0.4	0.5±0.4	—
G	t	7.3±1.6	5.8±0.8	5.7±0.8	5.4±0.6	5.5±0.7	4.7±2.8	5.7±1.1	5.5±0.6	5.8±0.5
	f	8.4±4.3	2.4±2.7	1.7±1.5	0.6±1.2	1.6±1.3	0.6±0.8	0.9±0.9	1.0±2.0	0.4±0.5
H	t	7.3±2.3	6.6±3.4	5.5±0.8	5.2±0.5	5.6±0.6	5.2±1.0	5.2±0.8	5.3±0.7	5.1±0.4
	f	8.2±3.1	2.7±1.7	1.6±2.2	1.1±1.7	2.6±2.9	1.4±3.0	1.8±3.1	2.4±1.4	0.8±1.3

Köhler 1991). Bei den vollständig durch das Labyrinth tauchenden Exemplaren waren die Schwimmzeiten meist auf beiden Distanzen von gleicher Dauer, oder die Tiere unterboten die Zeit des Hinweges noch auf dem Rückweg. Inwieweit der Sättigungsgrad die Intensität der Lokomotion zum und vom Fo beeinflußt, konnte in der vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden. Eine größere Entfernung zwischen Fo und Sp würde eventuell zu deutlichen Resultaten führen. Bei den spiegelbildlichen Versuchssituationen gelang es den Tieren, wie an den Versuchssituationen A und B erkennbar, den erlernten Weg zu transponieren, obwohl es gerade in diesem Fall den Tieren noch nicht ohne weiteres glückte. Erkennbar ist das daran, daß die mittlere Fehlerzahl in B geringer ausfiel als in A. Trotzdem wurde diese Situation signifikant langsamer durchquert als die vorherige Situation A. Die Spitzmäuse durchschwammen die Situation B nach dem Erlernen des Labyrinthes A verhaltener, weil sie vermutlich Zeit benötigten, um an den Wendepunkten die Übertragung der anderen Fortbewegungsrichtung zu vollziehen. Bei langsamer Lokomotion sind die langen hinteren Vibrissen am Rostrum nicht so stark gekrümmt (s. Abb. in Köhler 1991) und können besser für die taktile Perzeption im weiteren Umfeld genutzt werden. Beim späteren Durchqueren dienen wahrscheinlich kurzzeitige Kontakte der Extremitäten mit den Barrieren als Korrektiv für die Orientierung. Darin ist möglicherweise die Ursache zu sehen, daß sich in den folgenden Situationen dieses langsamere Durchqueren nicht wieder beobachten ließ. Offensichtlich hatten es die Tiere gelernt, sich auf die Veränderungen einzustellen, und durchquerten die Labyrinthe zügiger.

Die Fehlerzahl pro Tier war mit 6.5 bzw. 7.0 an den Barrieren b 1 und b 2 in Situation A fast gleich hoch. In der Situation B lagen die Fehler nur an b1 noch hoch und fielen bei den übrigen Barrieren stark ab. Nach dem Überwinden des ersten Hindernisses gelang es den Tieren offenbar, den erlernten Schwimmweg auf die neue Situation zu übertragen. Insgesamt ergab sich für alle Versuchstiere, daß die Fehlerzahl auf dem Weg zum Futterort signifikant größer war als die des Rückweges. Die beim Durchqueren der Strecke zum Futterort erlangte Information wurde gleichfalls für den Rückweg genutzt. Das Transponieren, d. h. das Übertragen der erlernten motorischen Muster auf die Umkehrung des Labyrinths, gelang den Tieren bereits auf dem Rückweg und resultierte in einer geringeren Fehlerzahl. Das Transponieren auf spiegelbildliche Labyrinthe ist für Ratten und Mäuse schon länger bekannt (Eibl-Eibesfeldt 1978). Mäuse verharren an den ersten Wendungen des Labyrinthes, um es dann zügig zu durchqueren.

Die tauchenden *Neomys* suchten sich bei dem Auftreten der Barriere b 1 in dem erlernten Schwimmweg den Weg entlang dieser Barriere oder erkundeten nach dem Auftauchen den vorderen Teil schwimmend. Besonders bei den Versuchssituationen, die wegen der geraden Schwimmwege einen geringeren Schwierigkeitsgrad aufwiesen (C, Cw, D und Dw), gelang es den Wasserspitzmäusen, den Rückweg schnell fehlerfrei zu absolvieren. In der Untersuchung zum Erlernen der Lage von Nahrungsplätzen unter Wasser (Köhler 1993) lösten die Wasserspitzmäuse im Verlaufe der Versuche die gestellten Aufgaben zunehmend schneller. Das wurde als Fähigkeit zum Lernen am Erfolg interpretiert. Deutlich wurde diese Fähigkeit von *Neomys* in der vorliegenden Untersuchung an den sich verringernden Schwimmzeiten und in der geringeren Fehlerzahl. Das kam u. a. in den vergleichbaren Kombinationen A—Aw, C—Cw und D—Dw zum Ausdruck. Bei allen Tieren war eine deutliche Verringerung der Fehler-

quote in der ersten Versuchsklasse der Wiederholungssituation zu verzeichnen. Der mittlere Fehler in der nächsten Klasse fiel in allen Versuchssituationen gegenüber den Ausgangswerten zwischen den Extremen von 49.6 % (E) bis maximal 15.9 % (F) ab. Das unterstreicht die gute Lernfähigkeit von *Neomys*, eine Aussage, die bereits von Zimmermann (1959) über die Spitzmäuse getroffen wurde. Die Resultate schwankten zwischen den Individuen erheblich, wie es bereits beim Erlernen von Nahrungsplätzen beobachtet werden konnte (Köhler 1993).

Als Informationsquelle werden von den tauchenden Wasserspitzmäusen in erster Linie taktile und kinästhetische Reize genutzt. Das kinästhetische oder motorische Erlernen der Bewegungsmuster spielt bei den Micromammalia u. a. beim Erlernen der Fluchtwege eine wichtige Rolle. Die Bedeutung taktiler Reize verdeutlichten Versuche, bei denen eine der undurchsichtigen Barrieren (b 1, b 4) durch eine gleichgroße Glasscheibe ersetzt wurde. Auf die tauchenden Tiere hatte diese Veränderung beim Durchqueren des Labyrinths keinen Einfluß. Die an der Oberfläche schwimmenden Exemplare versuchten, sich optisch orientierend, einen kürzeren Weg zu erschließen, und kollidierten dabei mit dem Hindernis Glasbarriere. Die Verwendung kinästhetischer Informationen läßt sich auch aus dem Verhalten der Tiere in den Situationen G und H ableiten. In beiden Situationen lag eine ähnliche Struktur vor, nur die im Schwimmweg befindliche Barriere war um 8 cm verlagert. Die Tiere kollidierten in der Situation H häufig auf dem Rückweg mit der Barriere b 2. Das zeigt, daß die Tiere in diesem Bereich keine Hindernisse mehr erwarteten.

Hohe Fehlerquoten traten meist dann auf, wenn sich die Barrieren in dem vorher erlernten Schwimmweg befanden. Besonders die Barriere b 1 und mit Abstand auch b 2 wurden dadurch zu den hauptsächlichen Fehlerquellen. Abweichend von diesem Verhalten sind die Reaktionen in den Versuchssituationen D und E zu interpretieren. Die erheblich veränderte Schwimmbahn von E gegenüber den Situationen D und C konnte nicht einfach übertragen werden und führte daher zu einer hohen Fehlerquelle an den Barrieren.

Unter den Versuchsbedingungen von C und D schwammen die Tiere besonders auf dem Rückweg häufig in die Sackgassen g 2 und g 3, obwohl es nicht dem zuvor trainierten Weg entsprach. In den vorausgehenden Situationen A und B konnten die Tiere an den Entscheidungspunkten für die Richtungsänderungen taktile Informationen nutzen. Die fehlten in den Situationen C und D auf der einen Seite völlig, und deshalb schwammen die Spitzmäuse häufiger in die Sackgassen hinein, indem sie sich, wie bisher gewohnt, den taktilen Reizen zuwandten.

In den Situationen Dw und Cw ist das nicht mehr der Fall. Die Wasserspitzmäuse hatten im Verlauf der Versuche gelernt, die unterschiedlichen Labyrinthe zu durchqueren, und waren offenbar nicht mehr in dem Maß von taktilen Informationen abhängig. Die Versuche zeigen, daß *Neomys* das Bestreben besitzt, wenn er ein vorbestimmtes Ziel erreichen will, fest erlernte Schwimmbahnen einzuhalten. Er kann sich jedoch rasch auf neue Situationen einstellen und ist nicht so unflexibel, wie es Lorenz (1952) aus seinen Beobachtungen schlußfolgert. Besonders Populationen, die die Ufer von Fließgewässern bewohnen und mit z. T. starken Wasserstandsänderungen konfrontiert werden, müssen sich schnell diesen wechselnden Bedingungen in ihrem Habitat anpassen können.

Zusammenfassung

Das Lernverhalten von 8 adulten *Neomys fodiens* bei dem Durchqueren von 11 verschiedenen Labyrinthen wurde untersucht. Die Tiere mußten von einem Startplatz aus durch das Labyrinth zu einem Futterort und wieder zurück tauchen. Die Situationen zeigten, daß tauchende und schwimmende *N. fodiens* sich schnell an veränderte Bedingungen anpassen können. Die Lernkurven wiesen bereits nach den ersten 5 Versuchen, je nach Situation, eine Verringerung der Fehler um 15.9—49.6 % des Ausgangswertes auf. Die Unterschiede in der Fehlerzahl waren zwischen den Individuen erheblich. Die signifikant größere Fehlerzahl erreichten die Spitzmäuse auf dem Weg zum Futterort. Die geringere Fehlerzahl sowohl auf dem Rückweg als auch bei den getesteten spiegelbildlichen Versuchsanordnungen zeigt, daß *Neomys* in der Lage ist, eine erlernte Schwimmbahn auf diese zu übertragen. Die Versuche machten deutlich, daß taktile und kinästhetische Reize beim Durchqueren eine große Rolle spielen. Am höchsten war die Fehlerzahl an den Hindernissen, die sich in der vorher erlernten Schwimmbahn befanden. Im Verlauf der Versuche gelang es den Tieren, zunehmend schneller die Aufgabe zu lösen, und sie demonstrierten somit ihre Fähigkeit zum Lernen am Erfolg.

Literatur

Churchfield, S. (1984): Dietary separation in three species of shrews inhabiting water-cress beds. — J. Zool. London 204: 211—228.

Dupasquier, A. & D. Cantoni (1992): Shifts in benthic macroinvertebrate community and food habits of the water shrew, *Neomys fodiens* (Soricidae, Insectivora). — Acta Oecologica 13: 81—99.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1978): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. — Piper, München, Zürich.

Genoud, M. (1988): Energetic strategies of shrews: ecological constrains and evolutionary implications. — Mamm. Rev. 18: 173—193.

Köhler, D. (1991): Notes on the diving behaviour of the Water shrew, *Neomys fodiens* (Mammalia, Soricidae) — Zool. Anz. 227: 218—228.

Köhler, D. (1993): Zum Erlernen der Lage aquatischer Futterquellen durch *Neomys fodiens* (Mammalia, Soricidae). — Zool. Anz. 231: 73—81.

Lorenz, K. Z. (1952): The taming of the shrew. — In: King Solomon's Ring. New American Library, New York, 108—127.

Schloeth, R. (1980): Freilandbeobachtungen an der Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), im Schweizerischen Nationalpark. — Rev. suisse Zool. 87: 937—939.

Weber, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Zimmermann, K. (1959): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere. — Urania-Verlag, Leipzig, Jena.

Dr. Dieter Köhler, Torstraße 97, D-10119 Berlin.